LA PHYLOGENIE DES COLLEMBOLES A LA LUMIERE DES STRUCTURES ENDOCRINES RETROCEREBRALES

P. Cassagnau
Toulouse, France.

Les différenciations morphologiques superficielles, parfois liées à des adaptations écologiques ou éthologiques, et mises en relief par les études systématiques, ne permettent pas toujours de se faire une idée exacte de la filiation réelle des formes. A cet égard, les critères invoqués pour la description et la diagnose des unités supraspécifiques ne correspondent pas forcément à des caractères phylogéniquement valables. Aussi ne faut-il pas s'étonner que les classifications générales des groupes encore insuffisamment connus puissent varier de façon considérable d'un auteur à l'autre.

La classification des Collemboles n'échappe pas à cette instabilité.

Il convient alors de faire appel à des structures beaucoup plus profondes et plus stables dont les grandes lignes puissent être replacées dans un contexte évolutif cohérent.

L'étude de l'anatomie interne, en particulier des formations endocrines cérébrales, que nous avons entreprise dans les différentes familles de Collemboles (Cassagnau et Juberthie 1967 a, b; Cassagnau, Juberthie, Raynal 1968) nous a conduit à réenvisager certains points de la phylogénie des Collemboles, ainsi que la place qui leur est assignée dans la lignée des Trachéates.

Rappelons auparavant les grands traits des structures neurosécrétrices cérébrales et des organes endocrines rétro-cérébraux.

—Il existe au sein de l'écorce cérébrale un petit nombre de cellules neurosécrétrices typiques (10 à 15, rarement plus), réparties entre les différents types devenus classiques chez les Arthropodes (a, a', b...). On en trouve un premier ensemble parasagittal de chaque côté des lobes nucaux et un deuxième groupe, moins abondant, dans les zones latérales du protocérébron.

—Du groupe nucal part vers l'avant un nerf intracérébral qui décrit une courbe à convexité dorsale et croise son homologue dans la région frontale du cerveau. Il vient émerger à la face postéro-ventrale de celui-ci après un trajet franchement ventral dans le neuropile (*nerf cardiaque interne*). Des cellules latérales part vers l'arrière un nerf direct qui se réunit au précédent soit à l'intérieur du cerveau, soit après un trajet extra-cérébral plus ou moins long (*nerf cardiaque externe*).

—Le nerf cardiaque commun ainsi formé court au voisinage de l'aorte oesophagienne, en arrière du cerveau. Son trajet est souligné par la neurosécrétion

dont il est chargé, et il ne tarde pas à s'élargir en un organe neurohémal, simple zone d'accumalation de matériel neurosécrétoire, sans cellules propres.

—Directement ou indirectement en relation nerveuse avec l'organe neurohémal d'une part, avec le ganglion sous-oesophagien d'autre part, nous trouvons, de part et d'autre de la région aortico-tentoriale, un massif cellulaire de taille variable (3 à 20 cellules) dont la structure cytologique est typiquement celle d'un corps allate.

On trouvera le détail de ces structures dans les travaux cités ci-dessus. Nous en reprendrons cependant les points essentiels dans la suite de cet exposé ainsi que dans la figure I.

Les traits généraux évoqués ici et communs à toutes les familles de Collemboles montrent une analogie évidente entre ce complexe rétrocérébral et celui décrit dans tous les ordres d'insectes, aussi bien entotrophes qu'ectotrophes.

Nous avons déjà souligné le danger qu'il y a à trop vouloir séparer des Ptérygotes l'ensemble des Aptérygotes pour amorcer un rapprochement avec le type Myriapode. (CASSAGNAU ET JUBERTHIE 1967 c). Les tentatives faites depuis une vingtaine d'années pour remanier la classification des Trachéates inférieures (REMINGTON 1953, HANDSCHIN 1958) ne font que mettre en lumière l'hétérogénéité de cet ensemble, en masquant quelque peu l'unité de structure des Myriapodes, unité soulignée par une diplopodie fondamentale (RAVOUX 1962, DEMANGE 1963).

Les structures rétro-cérébrales des Collemboles confirment donc le bien fondé de la coupure Myriapodes —Insectes qu'il serait hasardeux de sousestimer. Nous reviendrons d'ailleurs ultérieurement sur ce problème.

[Dans d'autres domaines, certains auteurs ont aussi mis l'accent sur la réalité du type Insecte, en particulier CARPENTIER en 1949 à propos des endosternites thoraciques: "Des différences n'empêchent pas de reconnaître entre les endosternites des Collemboles et ceux des Thysanoures suffisamment de traits communs pour qu'on puisse parler d'identité foncière. Ce résultat méritait d'être souligné puisqu'aujourd'hui les Collemboles passent parfois pour n'être pas des Aptérygotes, pas même des Insectes, au même titre que les autres"].

Par contre, au sein même du type hexapode, les divers ordres d'Aptérygotes présentent trop de différences pour que l'on puisse les réunir en un ensemble cohérent, les seuls caractères communs, l'absence d'ailes et de métamorphoses, étant des caractères négatifs. Il serait facile de montrer, à partir de la métamérisation, de la structure des pièces buccales, des types de développement... que les divers groupes d'Aptérygotes sont aussi éloignés les uns des autres qu'ils le sont chacun des Ptérygotes. Nous rejoignons ici le point de vue de certains entomologistes qui dès 1956 (*10.º Congrés International d'Entomologie*) ont insisté sur la nécessité de reconsidérer les rapports systématiques des Insectes Inférieurs. ("... ich glaube, dass die Zeit gekommen ist, die Collembolen, sowie auch Proturen und Dipluren, als selbstständige Klassen aus der Klasse der Insekten auszuschliessen". M. GHILAROV, in HANDSCHIN 1958).

Dans une telle optique, il devient nécessaire d'ériger au moins en sous-classe les quatre ordres connus. C'est ce que nous proposons dans le tableau ci-dessous:

Classe des Insectes

Groupe I: *Entotrophes*
Sous-classe des *Collemboles*
Sous-classe des *Protoures*
Sous-classe des *Diploures*
Groupe II: *Ectotrophes*
Sous-classe des *Thysanoures*
Sous-classe des *Ptérygotes.*

Les Collemboles nous apparaissent alors au sein du type "Insecte", comme un phylum à part, diversifié beaucoup plus tôt que les Ptérygotes (*Rhyniella praecursor* du Dévonien est déjà de type *Pseudachorutinien,* MASSOUD 1967 b) et présentant au même titre que ces derniers un éventail évolutif des plus larges malgré une unité de structure remarquable.

Aussi certaines formes nous offrent-elles une juxtaposition parfois paradoxale de caractères primitifs dus à la position du groupe à la base du phylum des Trachéates, et de caractères morphologiques ou biologiques ultraspécialisés souvent liés à des adaptations secondaires dont certaines sont déjà réalisées au Dévonien.

Il est nécessaire dans ces conditions de bien discerner les caractères qui correspondent en fait à l'héritage d'un lointain tronc commun arthropodien primitif (structure du tube digestif et de la gonade, persistance de reins coelomiques céphaliques et abdominaux, absence de tubes de Malpighi, présence de deux subcoxae aux pattes...), des caractères correspondant à l'apparition du type "insecte" (hexapodie thoracique, structures neurendocrines, réduction du nombre des segments et perte de l'anamorphose) et des caractères relevant de l'évolution intrinsèque du groupe, pouvant être eux-mêmes hiérarchisés en vue d'une classification rationnelle des familles (évolution de la segmentation externe, de la musculature et de la chétotaxie, régression des organes sensoriels et des appendices abdominaux, spécialisation des pièces buccales, tendance à la polyténie, adaptation du développement et du métabolisme aux facteurs écologiques...).

L'histoire de la lignée nous révèle donc des "niveaux" successifs de caractères, tout à fait comparables aux niveaux qu'HAECKEL distingue au cours de l'ontogénèse animale sous le nom de caractères *palingénétiques* et *coenogénétiques.*

Nous pouvons, en utilisant ces mêmes termes, parler de caractères palingénétiques anciens (héritage proto-arthropodien) et résents (apparition du type insecte) et de caractères coenogénétiques au niveau desquels nous voyons les Collemboles "mimer" (si ce n'est "annoncer" dès le Dévonien!), certains traits intrinsèques des Ptérygotes, sans qu'il soit bien entendu possible pour autant d'établir un quelconque lien de filiation entre les deux sous-classes. Nous songeons

en particulier aux ressemblances que l'on constate entre la chaîne nerveuse ventrale des *Collemboles* et des *Psocoptères* par exemple, aux convergences de processus liant les écomorphoses et l'holométabolie des *Oligonéoptères* (CASSAGNAU 1965), à la présence dans les glandes salivaires de chromosomes géants très comparables à ceux des *Diptères* (CASSAGNAU 1968 a, b, c), en rapport avec l'apparition d'un type buccal suceur...

Quels enseignements pouvons nous alors tirer de la structure générale et des évolutions secondaires du complexe rétro-cérébral?

Nous avons vu que dans ses grandes lignes, il se replace dans un ensemble plus vaste, celui des Hexapodes. Mais l'étude comparée des différentes familles nous montre une évolution fort intéressante et apparemment paradoxale.

La figure I résume par quelques schémas les divers types recontrés (1 à 5).

Nous voyons qu'il existe en fait deux positions relatives fort différentes des corps allates et des organes neurohémaux. Chez les *Entomobryomorphes* et les *Symphypléones,* le corps allate est en position ventro-latérale par rapport au complexe aortico-tentorial; il est relié à l'organe neurohémal par une branche du nerf d'Hoffmann, mais très nettement séparé de lui. Chez les *Poduromorphes* par contre, la migration du corps allate dans la région supratentoriale s'accompagne de sa soudure à l'organe neurohémal. La relation avec le ganglion sous-oesophagien persiste, parfois même se complique (*Neanuridae*).

Au niveau des nerfs cardiaques la soudure entre le nerf cardiaque interne et l'externe peut se faire à l'intérieur du cerveau (*Hypogastruridae, Onychiuridae, Symphypléones*) ou en arrière de celui-ci (*Neanuridae, Entomobryomorphes*). Enfin des différences de détail se manifestent au niveau des rapports "ganglion sous-oesophagien" —"système allato-cardiaque", en particulier chez les *Poduromorphes.*

Si nous nous basons sur l'évolution classique des systèmes allato-cardiaques, en particulier sur les données acquises chez les Ptérygotes (CAZAL 1968), nous sommes amenés à considérer le type dilaté des *Entomobryomorphes* et des *Symphypléones* comme la condition primitive, le corps allate y conservant une position encore très ventrale. La condensation maximale chez les *Hypogastruridae* et les *Neanuridae* représente donc le stade le plus évolué de ce complexe. Nous voyons d'autre part que la condition réalisée chez les *Entomobryomorphes* est en fait beaucoup plus proche de celle des *Symphypléones* que des *Poduromorphes.* L'évolution de l'appareil neurendocrine ne correspond donc en rien à la classification du groupe telle que nous la connaissons, classification qui, elle, est essentiellement basée sur les modifications de la métamérie, allant jusqu'à la coalescence quasi générale des segments postcéphaliques.

Entomobryomorphes et *Symphypléones* ont gardé incontestablement un système neurendocrine primitif malgré une évolution anatomique spectaculaire liée sans doute à la tendance qu'ont ces deux groupes à se libérer progressivement du milieu édaphique originel, pour s'adapter à un type de vie épigée, adaptation pleinement réalisée chez la plupart des *Symphypléones,* où l'apparition d'un système trachéen est sans doute un phénomène secondaire. Notons à ce sujet

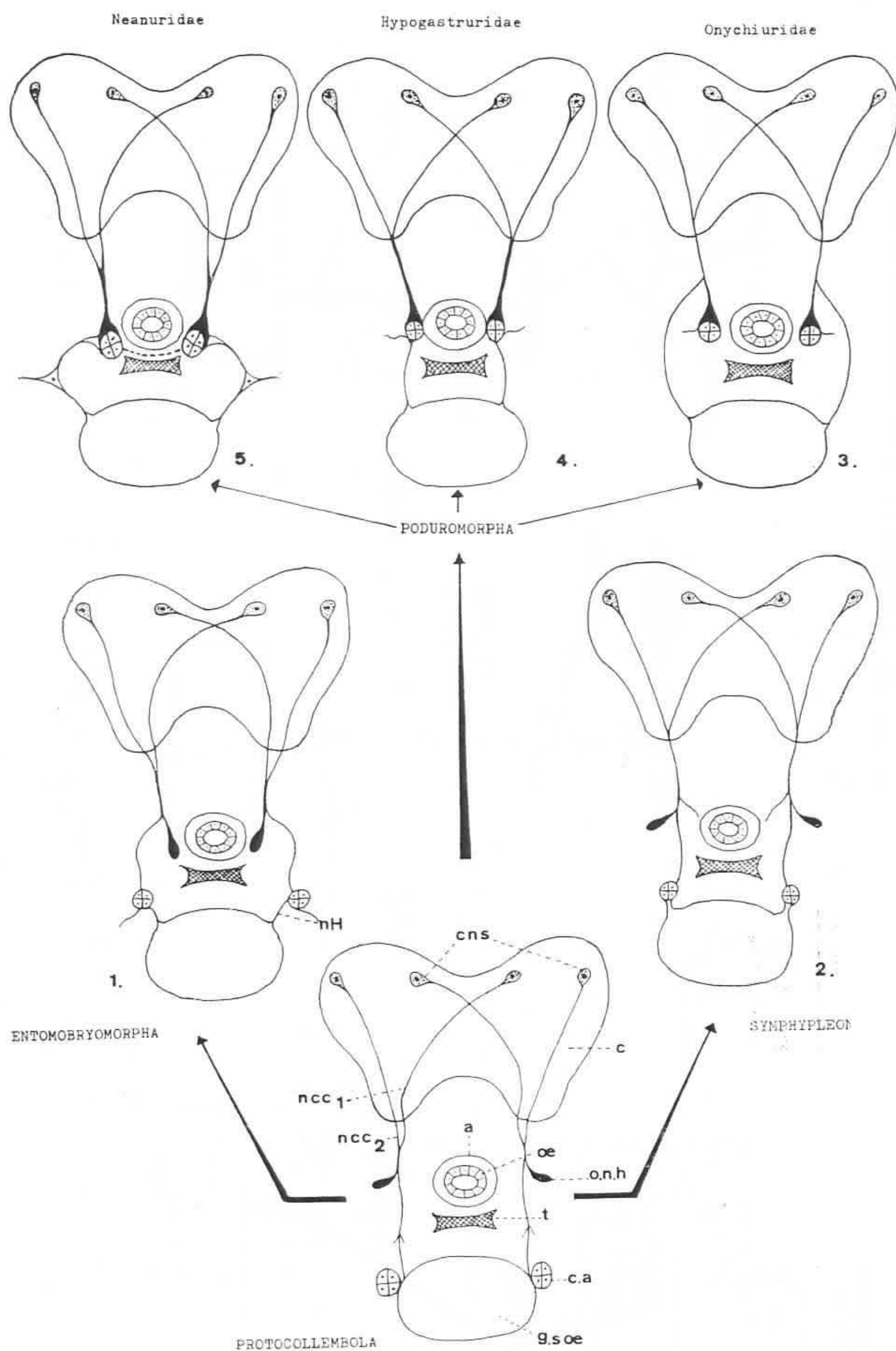


FIGURE 1. *Schématisation des divers types de complexe rétrocérébral chez les Collemboles.* (a: *aorte céphalique;* c. a.: *corpus allatum;* c: *cerveau;* cns: *cellules neurosécrétrices cérébrales;* g. soe: *ganglion sous-oesophagien;* ncc1 *et* 2: *nerfs cardiaques 1 et 2;* nH: *nerf d'Hoffmann;* oe: *oesophage;* o. nh: *organe neurohémal;* t: *tentorium*).

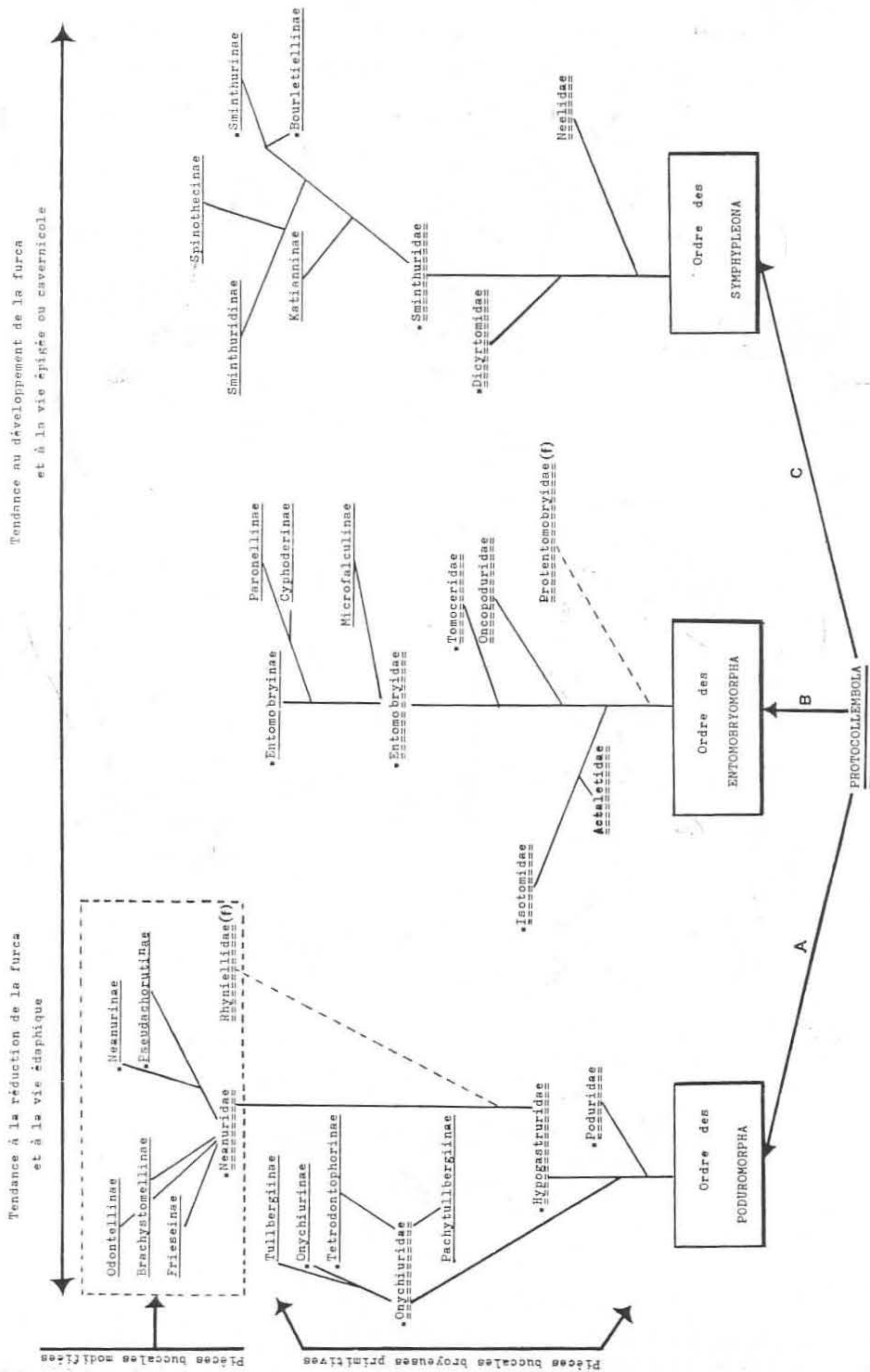


TABLEAU 1. *Directions évolutives et classification chez les Collemboles [Les familles marquées d'un carré noir sont celles dont nous avons étudié le complexe rétrocérébral. f = familles fossiles].*

que les *Entomobryomorphes* qui ont conservé une segmentation postcéphalique homonome, les *Isotomidae,* sont ceux-là même qui constituent, avec les *Poduromorphes,* la portion la plus importante des faunules édaphiques.

L'évolution des *Poduromorphes,* beaucoup plus liée à la vie dans les interstices du sol, s'est faite par contre de façon beaucoup plus diversifiée tant sur le plan endocrinien que morphologique (régression des appendices abdominaux, évolution du postantennaire, des pièces buccales, de la chétotaxie...), même si la segmentation générale s'écarte peu d'un type primitif.

Si nous voulons nous faire une idée de ce que pouvait être un ancêtre antédévonien des formes actuelles, il est indispensable de tenir compte de ces différents aspects évolutifs.

Ce *Protocollembole* devait correspondre au type *Hypogastrurien* dans ses grandes lignes, c'est-à-dire possèder 9 segments postcéphaliques homonomes, bien séparés les uns des autres, une furca fonctionnelle mais peu spécialisée (manubrium, dens, mucron également développés), une chétotaxie faite de soies courtes formant un revêtement homogène, des pièces buccales broyeuses, un organe postantennaire quadrilobé, 8 cornéules de chaque côté de la tête, 4 articles antennaires subégaux à poils sensoriels simples, un pigment tégumentaire uniformément réparti, un prétarse à appendice empodial bien développé. Au point de vue endocrinien par contre nous pouvons envisager un complexe rétrocérébral dilaté, des nerfs cardiaques séparés sur leur trajet extracérébral, un organe neurohémal latéral en relation avec une lacune sanguine dans la région postérieure de la tête, indépendant du corps allate qui, lui, ventro-latéral par rapport au tentorium, est en contact direct, ou directement innervé par le ganglion sous-oesophagien (fig. I).

C'est à partir d'une telle structure hypothétique que l'on peut concevoir l' évolution générale du groupe dans trois directions rayonnantes qui correspondent aux trois types morphologiques actuellement connus. Il serait vain, pensons-nous, de rechercher la distance relative globale entre ces trois ensembles, l'évolution n'ayant pas porté sur les mêmes types de structures. Aussi proposons-nous d'ériger chacun de ces types au rang d'ordre, les *Entomobryomorphes,* si l'on considère la totalité des caractères, apparaissant comme étant à égale distance des deux autres. Dans une récente communication au *1º Colloque international sur les Collemboles* (Paris, septembre 1970), MASSOUD propose, avec des arguments sérieux, de séparer les *Neelidae* des autres Symphypléones; ils constitueraient dans ce cas un 4º ordre, celui des *Neelipléones* au sein des Collemboles.

Nous résumerons l'aspect phylétique de la classification des Collemboles, telle qu'elle nous apparait à la lumière des travaux récents dans le tableau ci-contre (tableau 1).

A partir du type primitif, un premier type d'évolution (A) conduit à l'ordre des *Poduromorphes* par condensation du complexe rétrocérébral sans qu'il y ait modification de la métamérisation postcéphalique.

La réduction de la furca, des yeux et du pigment, ainsi que la spécialisation

des organes sensoriels conduira au type euédaphique le mieux adapté, avec les *Onychiuridae*.

L'évolution de l'appareil buccal vers un type suceur de plus en plus spécialisé, accompagnée par l'apparition de caractères originaux (diversification de la chétotaxie et du grain tégumentaire, développement des corps allates, complication du nerf d'Hoffmann, apparition de la polyténie...) conduit à travers le groupe essentiellement humicole et muscicole des *Neanuridae* au type *Neanurinae* sensu Massoud que l'on peut considérer comme le plus évolué des *Poduromorphes*, voire même de tous les Collemboles malgré la persistance d'une structure segmentaire homonome (fig. 2).

Un deuxième type d'évolution (B), encore peu net chez les *Isotomidae*, con-

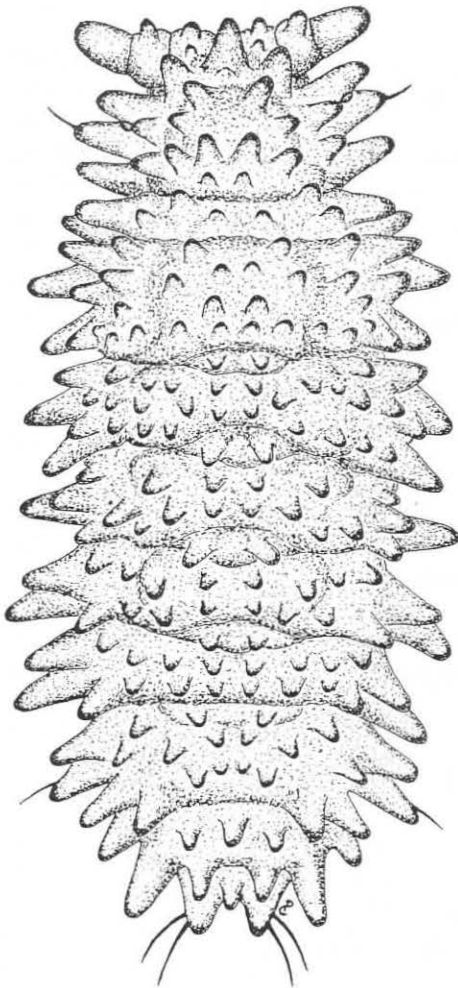


FIGURE 2. *Un type de Poduromorphe Neanurinae très évolué,* Caledonimeria mirabilis *de Nouvelle-Calédonie.*

duira à une structure hétéronome de l'abdomen avec coalescence des 2 premiers segments thoraciques. Les *Entomobryomorphes* supérieurs se dégagent du mode de vie interstitiel, et cela retentit sur leurs caractères morphologiques: allongement de la furca, des pattes et des antennes, grand développement du segment furcal, apparition d'écailles sur le corps et de trichobothries sensorielles. Le complexe rétro-cérébral reste dilaté (fig. 3).

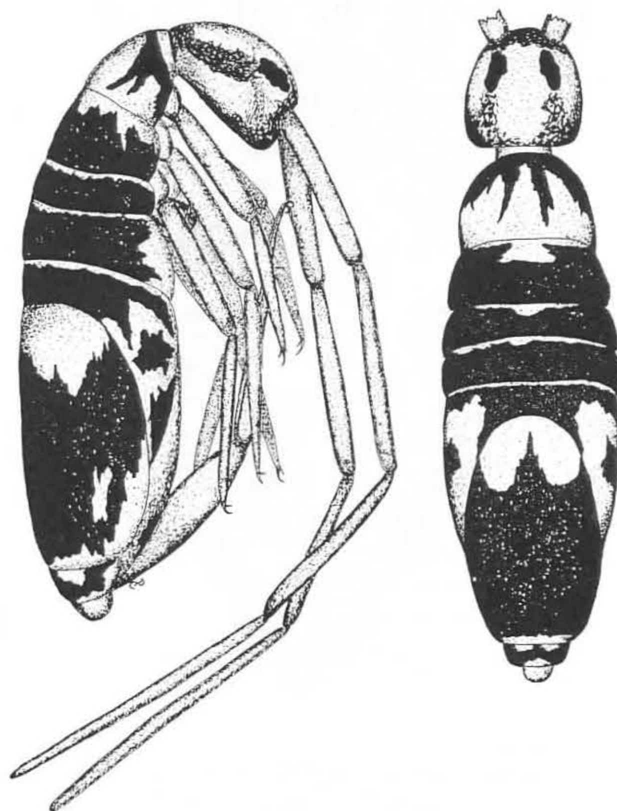


FIGURE 3. *Un type d'Entomobryomorphe Entomobryinae,* Entomobrya colettae *du Sud-Ouest de la France.*

Dans l'ordre des *Symphypléones,* le phénomène de coalescence des segments prend une ampleur considérable et aboutit à un type morphologique nouveau (C) particulièrement bien adapté à la vie épigée dans la plupart des familles (les *Symphypléones* purement édaphiques sont une faible minorité), malgré la persistance de structures internes primitives, en particulier au niveau du complexe rétrocérébral (fig. 4).

Ce tableau tel qu'il est proposé appelle quelques remarques:

—Nous nous sommes volontairement arrêtés à la division en sous-familles laissant à d'autres le soin de clarifier la systématique au niveau des genres et des

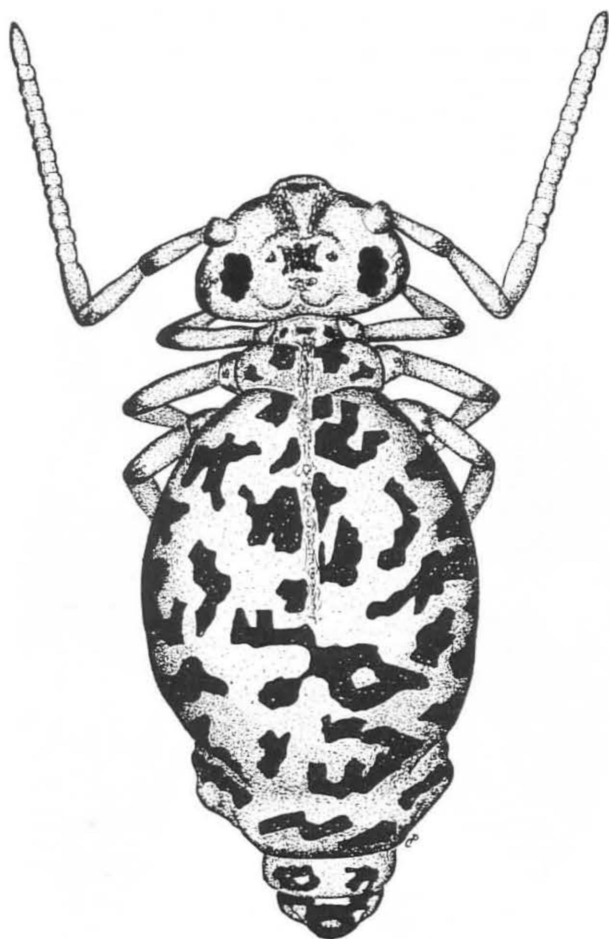


FIGURE 4. *Un type de Symphypléone Katianninae,* Dalianus galae *des montagnes de Grèce continentale.*

tribus, tâche qui est loin d'être achevée, malgré quelques travaux synthétiques récents (MASSOUD 1967 a, RICHARDS 1968).

A cet égard nous n'avons pas cru devoir retenir le découpage des *Isotomidae* tel qu'il avait été proposé par STACH (1947): *Anurophorinae, Proisotominae, Isotominae.* Les caractères invoqués manquent en fait de rigueur. Le cas des genres *Cryptopygus* et *Isotomina,* placés dans des sous-familles différentes mais mis en synonymie par MASSOUD et RAPOPORT (1968) —que nous approuvons largement— montre bien la fragilité de cette séparation. De même la coupure proposée par YOSII (1961) chez les *Hypogastruridae* ne semble pas s'imposer.

—Nous suivrons DELAMARE-DEBOUTTEVILLE et MASSOUD (1963) dans le découpage des Symphypléones. La réunion *Dicyrtomidae-Sminthuridae* d'une part, *Bourletiellinae-Sminthurinae* d'autre part, ne nous semble pas justifiée dans le

travail de RICHARDS (1968) qui ne tient pas compte, en outre, des *Spinothecinae*.

—La position des *Pachytullbergiinae* vis à vis des autres *Onychiuridae*, ainsi que celle des *Odontellinae*, *Frieseinae* et *Brachystomellinae* par rapport aux *Hypogastruridae* et *Neanuridae*, doit pouvoir être précisée par l'analyse du complexe rétrocérébral. Nous n'avons pu encore aborder, faute de temps, cette étude qui ne semble pas devoir poser des problèmes techniques.

—S'il est incontestable que *Rhyniella praecursor* représente un type très spécialisé de Poduromorphe (MASSOUD 1967 b), il nous semble hasardeux d'en faire un *Neanuridae*, à plus forte raison un *Pseudachorutini*. Nous conserverons donc la famille des *Rhyniellidae*, en lui donnant toutefois une place qui semble correspondre à son degré d'évolution au sein des Poduromorphes, à côté des *Neanuridae*.

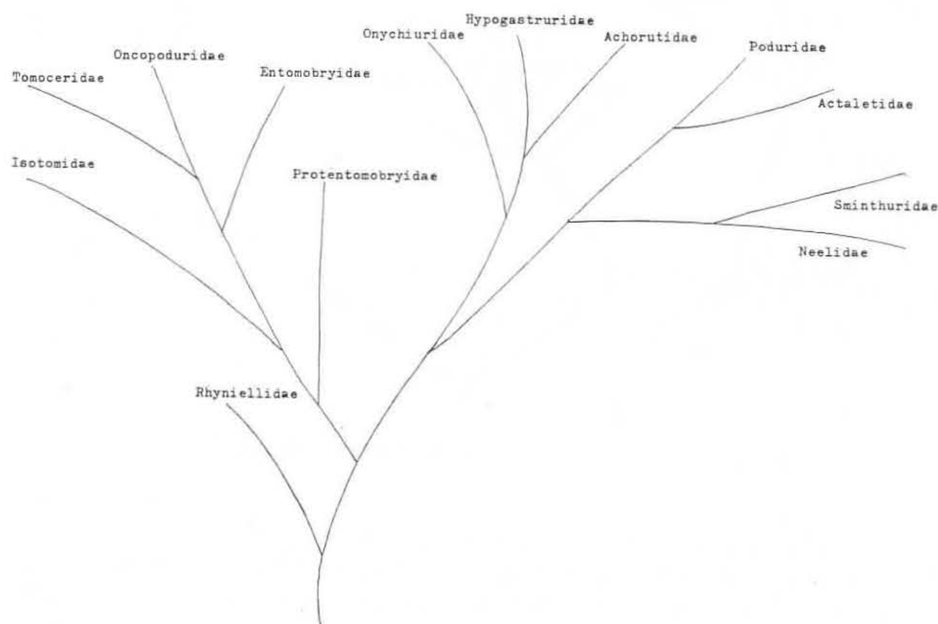


TABLEAU 2. *Phylogénie des Collemboles d'aprés* PACLT (1956).

—Notre conception des *Neanurinae* et *Pseudachorutinae* correspond très exactement à l'idée que s'en fait MASSOUD (1967 a) malgré ce que pourrait laisser croire la lecture de certaines pages de son mémoire (pp. 55-56, 143, 351-352).

L'ambiguïté provient sans aucun doute d'une confusion de termes (Pseudachoru*dinien* → Pseudachoru*tidae*), et d'une extrapolation gratuite de ce que j'ai pu écrire en 1955, extrapolation qui le conduit tout naturellement à m'attribuer la paternité d'une classification que je n'ai jamais proposée. J'ai écrit:

"Un premier groupe de formes présente une maxille pourvue d'un capitulum encore peu réduit... C'est ce que j'appellerai le type *pseudachorudinien*... Un deuxième groupe —type *Neanurien*— présente une maxille réduite à deux ou trois lamelles styliformes..." (p. 138). "La constitution des pièces buccales interviendra donc dans le tableau suivant en tant que caractère, certes primordial, mais n'ayant pratiquement pas plus de valeur que tel ou tel autre" (p. 143).

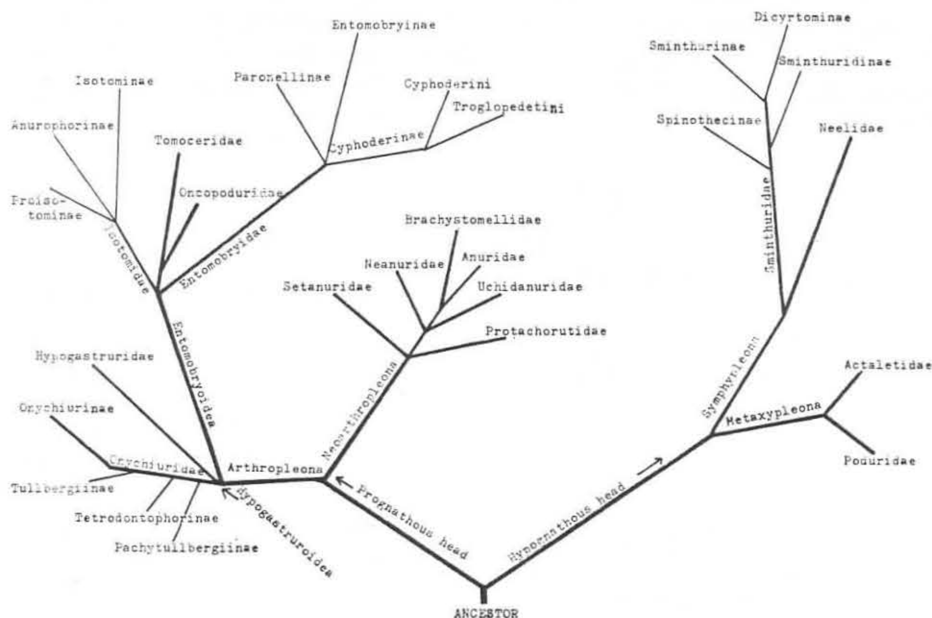


Tableau 3. *Phylogénie des Collemboles d'aprés* Salmon (1964).

Massoud en conclut: "En 1955 Cassagnau propose, pour les espèces holarctiques, une classification uniquement basée sur les pièces buccales. Il place toutes les espèces qui ont une maxille du type compliqué dans la famille des *Pseudachorutidae* et toutes celles qui ont des pièces buccales du type simple dans la famille des *Neanuridae*" (p. 351).

Reconnaissons qu'une telle conception eut été encore plus absurde que ne veut bien le souligner Massoud.

—Nos connaissances sur le genre *Mackenziella* sont encore trop réduites pour que l'on puisse en tirer des conclusions sur la situation réelle de cette espèce. Si Yosii (1961) l'intègre dans les Symphypléones, Salmon (1964) en fait un *Actaletidae*.

—Certains auteurs comme Gisin, Yosii ont souvent mis l'accent sur l'utilité d'une systématique essentiellement chétotaxique. Elle est d'un grand secours lorsque les autres critères font défaut. Les résultats sont là, qui parlent en faveur

d'une telle démarche (CASSAGNAU 1958, 1959, DA GAMA 1964, GISIN et DA GAMA 1969, par exemple). Mais là encore il nous semble dangereux d'utiliser de tels critères de façon trop rigide en vue de la séparation des taxa supragénériques.

Si certaines analogies permettent, dans les grandes lignes, de retrouver la trace de parentés lointaines, le plus souvent d'ailleurs beaucoup mieux établies sur des caractères plus facilement étudiables (GISIN 1957), la séparation de familles, de sous-familles ou de tribus sur des caractères purement chétotaxiques (YOSII 1961) non seulement est techniquement peu pratique, mais encore impose des regroupements très discutables et d'autant plus hasardeux que des phénomènes de convergence chétotaxique sont facilement mis en évidence chez les Collemboles [cf. la chétotaxie d'Abd. V dans les couples *Xenylla franzi* - *Pseudachorutes crassus*, *Xenylla grisea* - *Ps. subcrassus*, in DA GAMA 1964].

Le tableau que nous donnons ici diffère considérablement des schémas phylogéniques proposés ces dernières années par certains auteurs, en particulier PACLT

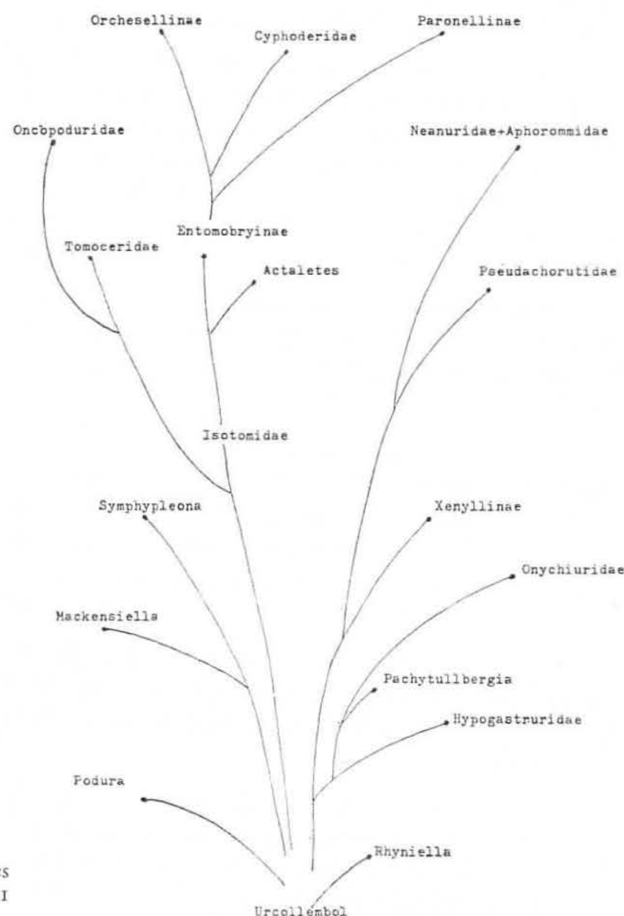


TABLEAU 4. *Phylogénie des Collemboles d'aprés* YOSII (1961)

(1956), SALMON (1964) et YOSII (1961) dont nous donnons les conceptions dans les tableaux 2, 3 et 4.

Les deux premiers semblent accorder une très grande importance à la position de la tête et en arrivent à rapprocher *Podura* et *Actaletes* des *Symphypléones*, sous le seul prétexte d'un orthognathisme commun. (La plupart des auteurs utilisent le terme d'hypognathisme qui ne nous parait pas correspondre du tout à l'orientation générale de la tête par rapport à l'axe du corps. La comparaison d'une tête de Symphypléone et d'une tête d'Orthoptère orthognathe est très révélatrice à cet égard). Les *Poduridae* sont manifestement très proches des *Hypogastruriens;* l'identité de leur complexe rétrocérébral en est une nouvelle preuve.

La création d'un sous-ordre nouveau (*Metaxypléones*) par SALMON ne repose donc que sur une convergence morphologique très superficielle, l'orthognathisme semblant plus lié ici à une éthologie alimentaire de surface (surface des végétaux ou surface d'un plan d'eau) qu'à une évolution purement phylétique.

Le prognathisme très accentué des *Neanuridae* est lui-même en rapport avec la formation progressive d'un rostre suceur; il serait dangereux d'invoquer un tel caractère pour démontrer la position "primitive" de ce groupe par rapport aux formes moins nettement prognathes, comme les *Hypogastruriens;* à cet égard la conception de certains auteurs (DENIS 1928) est en contradiction avec ce qui est généralement admis chez les Ptérygotes où le prognathisme apparait comme une disposition secondaire.

Le rapprochement entre *Podura* et *Symphypléones* conduit PACLT à placer ces derniers et les *Poduromorphes* sur le même rameau de son arbre phylogénique, ce qui ne se justifie ni par la morphologie externe, ni par l'anatomie interne.

Quant à la création par SALMON du nouveau sous-ordre des *Neoarthropléones*, opposé au complexe *Entomobryoidea* et *Hypogastruroidea,* elle ne repose sur aucun critère sérieux, la spécialisation des pièces buccales ne révèlant la plupart du temps qu'une adaptation éthologique secondaire très utile à considérer au niveau des tribus ou des genres (MASSOUD 1967 a), mais devant cèder le pas devant des structures fondamentales moins malléables au niveau de l'ordre.

Il est problable que l'arbre phylogénique que nous proposons ici sera localement remanié au fur et à mesure que nos connaissances augmenteront au niveau de telle ou telle famille et qu'évolueront nos conceptions de la systématique des Collemboles.

Mais quelque soit le type de changement qui puisse intervenir çà et là, il nous semble indispensable d'éviter des bouleversements profonds qui ne seraient pas étayés par des structures elles-mêmes profondes. Les organes endocrines, de première importance pour la vie de l'animal, sont l'exemple le plus typique de telles structures.

BIBLIOGRAPHIE

CARPENTIER, F. (1949): A propos des endosternites du thorax des Collemboles (Aptérygotes). *Bull. Ann. Soc. entomol. Belg.* 85: 41-52.

CASSAGNAU, P. (1955): Sur un essai de classification des *Neanuridae* holarctiques et sur quelques espèces de ce groupe. *Rev. Fr. Ent.* 22: 134-163.

— (1958): Faune française des Collemboles. IX. Les *Hypogastrura* sensu lato du Massif du Néouvieille (H. P.). Remarques sur la chétotaxie des espèces —*Vie et Milieu*— 9: 476-503.

— (1959): Contribution à la connaissance du genre *Tetracanthella* Schött 1891 (Collemboles Isotomidae). *Mém. Mus.* (A) 16: 199-258.

— (1965): Sur la signification des écomorphoses et sur l'origine possible de l'Holométabolie. *Année Biol.* 4 (7/8): 403-418.

— 1968a): Sur la structure des chromosomes salivaires de *Bilobella massoudi* Cassagnau (Collembole Neanuridae). *Chromosoma* 24: 42-58.

— (1968b): L'évolution des pièces buccales et la polyténie chez les Collemboles. *C.R.Ac.* Sc. Paris 267: 106-109.

— (1968c): Glandes salivaires et chromosomes géants dans la tribu des *Neanurini* (Collemboles). *C.R.Ac. Sc. Paris* 267: 441-443.

CASSAGNAU, P. et JUBERTHIE, Ch. (1967a): Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles. I. Le complexe cérébral des Poduromorphes. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse.* 103 (1.2): 178-222.

— (1967b): II. Le complexe cérébral des Entomobryomorphes. *Gen. Comp. Endocr.* 8 (3): 489-502.

— (1967c): Le système neurendocrine des Collemboles et ses aspects phylogénétiques. *Gen. Comp. Endoc.* 9 (3): 437.

— (1970): Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles.

— Neurosécrétion dans la chaîne nerveuse d'un Entomobryomorphe, *Orchesella kervillei* Denis C.R.Ac. Sc. Paris 270: 3268-3271.

CASSAGNAU, P., JUBERTHIE, Ch. et RAYNAL, G. (1968): Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles. III. Le complexe cérébral des Symphypléones. *Gen. Comp. Endoc.* 10: 61-69.

CAZAL, P. (1948): Les glandes endocrines rétro-cérébrales des Insectes. *Bull. biol. Fr. Belg. Suppl.*: 32: 188-211.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl. et MASSOUD, Z. (1963): Collemboles Symphypléones in *Biol. Amer. Austr.* CNRS édit. vol II: 169-289.

— (1968): Révision de *Protentomobrya walkeri* Folsom, Collembole du Crétacé et remarque sur sa position systématique. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 5 (4): 619-630.

DEMANGE, J. M. (1963): Myriapodes in *Encyclopédie de la Pléiade; Zoologie* 2: 411-486.

DENIS, J. R. (1928): Etudes sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles, suivies de considérations sur la morphologie de la tête des insectes *Arch. Zool. exp. gén.* 68: 1-291.

GAMA, M. M. da. (1964): *Colêmbolos de Portugal Continental* Coimbra: 1-252.

GISIN, H. (1957): Sur la faune européenne des Collemboles I. *Rev. Suisse. Zool.* 64: 475-496.

— (1960): *Collembolenfauna Europas.* Genève, 1-312.

— (1963): Pour une réforme de la taxonomie, appliquée aux Collemboles (Insectes Aptérygotes). *Arch. Sc. Genève.* 16: 211-216

GISIN, H. et GAMA, M. M. da. (1969): Espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles (Insecta: Collembola). *Rev. Suisse. Zool.* 76: 143-181.

HANDSCHIN, E. (1958): Die systematische Stellung der Collembolen. *Proc. Tenth intern. Congr. Entomol.* vol. 1: 499-508.

MASSOUD, Z. (1967a): Monographie des *Neanuridae,* Collemboles Poduromorphes à pièces buccales modifiées in *Biol. Amer. Austr.* CNRS édit. vol. III: 1-399.

— (1967b): Contribution à l'étude de *Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik 1926, Collembole fossile du Dévonien. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 4 (3): 497-505.

MASSOUD, Z. et BETSCH, J. M. (1966): Description de la nouvelle lignée de Collemboles Entomobryomorphes: *Microfalculinae* Massoud et Betsch. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 3(4): 571-584.

MASSOUD, Z. et RAPOPORT, E. H. (1968): Collemboles Isotomides d'Amérique du Sud et de l'Antarctique in *Biol. Amer. Austr.* CNRS édit.: vol. IV: 307-337.

PACLT, J. (1956): *Biologie der primär flügellosen Insekten.* Jena: 1-258.

RAVOUX, P. (1962): Etude sur la segmentation des Symphyles. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 12 (4): 141-472.

REMINGTON, C. L. (1953): The Apterygota, in *"A century of Progress in the Natural Sciences"*. 1853-1953: 495-505.

RICHARDS, W. R. (1968): Generic classification, évolution, and biogeography of the *Sminthuridae* of the world (Collembola), *Mem. Entomol. Soc. Canada.* 53: 1-54.

SALMON, J. T. (1964): An index to the Collembola. Vol. I *Roy. Soc. New. Zealand.* Bull. 7: 1-144.

STACH, J. (1947): The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world- fauna of this group of Insects: *Isotomidae. Acta monogr. Mus. Hist. natur. Krakow* (1): 1-488.

YOSII, R. (1961): Phylogenetische Bedeutung der chaetotaxie bei den Collembolen. *Centr. Biol. Labor. Kyoto. Univ.* n.° 12: 1-37.

SUMMARY

The neurosecretory and retrocerebral systems of Collembola are very similar to those of other Insects, especially of Pterygota: 10 to 15 neurosecretory cells are divided in lateral and central groups in every half of the brain; the *nervi corporis cardiaci* I have a chiasma as in other insects; the neurohemal organs are in relation with the aorta or with a cephalic blood sinus; the *corpus allatum* is composed of a few cells and innervated by a nerve which arises from the subesophageal ganglion.

The author thinks because these conditions that it is dangerous to draw near again Collembola and Myriapoda; he proposes to erect to subclass the orders of Apterygota, with equal value as subclass of Pterygota.

The precise study of retrocerebral complex teachs that the *Poduromorpha* have more condensed structure than that of *Entomobryomorpha* and *Symphypleona* which have a yet infratentorial *corpus allatum* and separated of this neurohemal organ; but the *Poduromorpha* are considered as more primitive about other characters.

From a primitive *Protocollembola*, we have three parallel modes of evolution:

—In *Poduromorpha*, condensation of retrocerebral complex, homonomic metamerisation and interstitial edaphic life.

—In *Entomobryomorpha*, maintenance of primitive endocrine system, heteronomic metamerisation with great furcal segment and tendency to a new type of life (epigean or cavernicolous life).

—In *Symphypleona*, soldering together of postcephalic segments, very epigean life, but maintenance of primitive endocrine system.

The autor proposes to erect these three types to threee different orders of the subclass of *Collembola*.

RESUMEN

Los sistemas neurosecretor y retrocerebral de los Collembola son muy similares a los de los otros insectos, especialmente de los Pterygota: de 10 a 15 células neurosecretoras están repartidas en grupos laterales y centrales en cada mitad del cerebro; los *nervi corporis cardiaci* I tienen un quiasma como en otros insectos; los órganos neurohemales están en relación con la aorta o con el seno sanguíneo cefálico. El *corpus allatum* está formado de pocas células e inervado por un nervio originado en el ganglio subesofágico.

El autor cree, a causa de estas condiciones, que no es prudente situar otra vez juntos Collembola y Myriapoda, proponiendo elevar a la categoría sistemática de Subclase los Ordenes de Apterygota, con igual valor que la Subclase de Pterygota.

El estudio preciso del complejo retrocerebral nos enseña que los *Poduromorpha* tienen una estructura más condensada que los *Entomobryomorpha* y *Symphypleona*, que poseen un *corpus allatum* todavía infratentorial y separado de este órgano neurohemal; pero los *Poduromorpha* son considerados como más primitivos por otros caracteres.